生物系の数理科学 第3回

山口 諒

1　自然淘汰と対立遺伝子頻度ダイナミクス

1.1　遺伝子型と適応度の基本

1 遺伝子座 2 対立遺伝子のモデルを考えよう。ある遺伝子座における対立遺伝子を

$$A_1, \quad A_2$$

の 2 種類とし、その集団内頻度を

$$p = \mathrm{freq}(A_1), \quad q = \mathrm{freq}(A_2), \quad (p + q = 1)$$

と定義する。遺伝子型は

$$A_1A_1, \quad A_1A_2, \quad A_2A_2$$

の 3 種類が生じ、それぞれの適応度を次のように区別する。

1.1.1　絶対適応度と相対適応度

$$W_{11}, \quad W_{12}, \quad W_{22}$$

を**絶対適応度**と呼び、生存・繁殖に関する指標の実際の値を指す。例えば、ある遺伝子型の個体が生涯に残す子孫の数をイメージすると良い。一方、

$$w_{11} = \frac{W_{11}}{W_{11}}, \quad w_{12} = \frac{W_{12}}{W_{11}}, \quad w_{22} = \frac{W_{22}}{W_{11}}$$

のように、ある基準（たとえば最も高い適応度）で割った**相対適応度**を用いると、数理的な扱いが容易になる。ここでは W_{11} が最も高い適応度とした。

1.2　遺伝子型頻度と適応度の一覧表

以下の表は、ある世代における遺伝子型頻度と、それぞれの絶対適応度・相対適応度をまとめたものである。

Genotype	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Genotype frequency	p^2	$2\,p\,q$	q^2
Absolute fitness	W_{11}	W_{12}	W_{22}
Relative fitness	$w_{11} = \dfrac{W_{11}}{W_{11}} = 1$	$w_{12} = \dfrac{W_{12}}{W_{11}}$	$w_{22} = \dfrac{W_{22}}{W_{11}}$

上表の「Genotype frequency」は、ランダム交配下での遺伝子型の頻度を表す。

1.3 自然淘汰による次世代頻度の変化

世代の終わり（繁殖直前）において、各遺伝子型の**個体数**は

$$A_1A_1:\ W_{11}\,(\text{総数}\times p^2),\quad A_1A_2:\ W_{12}\,(\text{総数}\times 2\,p\,q),\quad A_2A_2:\ W_{22}\,(\text{総数}\times q^2).$$

ただし「総数」は便宜的に $2N$ と考えられるが、以下では比率のみ扱うので省略することが多い。
集団全体の**平均適応度**を

$$\overline{W} = p^2\,W_{11} + 2\,p\,q\,W_{12} + q^2\,W_{22}$$

と定義する。これは「元の遺伝子型頻度 $\times$ 適応度」を全遺伝子型で加算したものである。
ここで、

$$\frac{1}{\overline{W}}\big(p^2W_{11} + 2\,p\,q\,W_{12} + q^2W_{22}\big) = 1$$

を満たすことから、選択後の**遺伝子型の相対頻度**は、それぞれ

$$A_1A_1 : \frac{p^2\,W_{11}}{\overline{W}},\quad A_1A_2 : \frac{2\,p\,q\,W_{12}}{\overline{W}},\quad A_2A_2 : \frac{q^2\,W_{22}}{\overline{W}}.$$

結果として、次世代における A_1 の頻度 p' は

$$p' = \frac{1}{2}\Big(2\cdot\frac{p^2\,W_{11}}{\overline{W}}\ +\ 1\cdot\frac{2\,p\,q\,W_{12}}{\overline{W}}\Big) = \frac{p^2\,W_{11} + p\,q\,W_{12}}{\overline{W}}.$$

1.4 Δp の導出

$$\Delta p = p' - p$$

の形で、A_1 の頻度変化 Δp を詳しく計算してみよう。具体的には

$$p' = \frac{1}{\overline{W}}(p^2W_{11} + pq\,W_{12}),\quad \overline{W} = p^2\,W_{11} + 2\,p\,q\,W_{12} + q^2\,W_{22}.$$

これらを展開すると、

$$\Delta p = \frac{p^2W_{11} + pq\,W_{12}}{\overline{W}} - p = \frac{1}{\overline{W}}\big(p^2W_{11} + pq\,W_{12} - p\,\overline{W}\big).$$

さらに $\overline{W}$ の中身を代入すると、最終的に

$$\Delta p = \frac{p\,q}{\overline{W}}\Big(p\,W_{11} + q\,W_{12} - (p\,W_{12} + q\,W_{22})\Big)$$

といった形（さまざまな書き方がある）で整理できる。Δp の符号が「A_1 が増加か減少か」を判別する重要な指標となる。

1.5　平均適応度 $\overline{W}$ の p による導関数

$\overline{W}$ は p の多項式とみなすことができる。

$$\overline{W} = p^2 W_{11} + 2\,p\,(1-p)\,W_{12} + (1-p)^2\,W_{22}.$$

このとき、両辺を p で微分して

$$\frac{d\,\overline{W}}{dp} \;=\; \frac{d}{dp}\Big[p^2 W_{11} + 2\,p\,(1-p)\,W_{12} + (1-p)^2\,W_{22}\Big].$$

以下、上式を 1 項ずつ微分する。

$$\begin{aligned}
&\frac{d}{dp}\big[p^2 W_{11}\big] = 2\,p\,W_{11},\\
&\frac{d}{dp}\big[2\,p\,(1-p)\,W_{12}\big] = 2\,W_{12}\,\frac{d}{dp}\big[p-p^2\big] = 2\,W_{12}\,(1-2p),\\
&\frac{d}{dp}\big[(1-p)^2\,W_{22}\big] = W_{22}\,\frac{d}{dp}\big[1-2p+p^2\big] = W_{22}\,(-2+2p).
\end{aligned}$$

ゆえに、

$$\frac{d\,\overline{W}}{dp} = 2p\,W_{11} + 2\,W_{12}\,(1-2p) + W_{22}\,(2p-2).$$

1.6　Δp を導関数で書き表す

Δp の式に $\frac{d\overline{W}}{dp}$ を代入して、

$$\Delta p = \frac{p\,(1-p)}{2\overline{W}}\,\frac{d\,\overline{W}}{dp}$$

のような形で書ける。この式により、遺伝子頻度がわずかに変化したとき、平均適応度がどの程度変わるかを見ることができる。

1.7　優性・劣性（顕性・潜性）の表現

一般に、**不完全優勢（部分優性）**とは、ある対立遺伝子 A_1 が優性の効果を持つが、その効果が完全ではない（ヘテロ接合体が中間的な適応度）状況を指す。典型的なモデルとして

$$W_{11} = 1, \quad W_{12} = 1 - h\,s, \quad W_{22} = 1 - s,$$

がある。ここで

$$0 < h < 1, \quad s > 0.$$

- $h = 0$: A_1 が**完全優性**を示し、A_1A_2 (ヘテロ接合体) の適応度は A_1A_1 と同じ 1 になる。
- $h = 1$: A_1 が劣性となる設定。
- $0 < h < 1$: ヘテロ接合体が中間の適応度を示すため、A_1 の増加速度は**完全優性**より遅くなるが、それでも W_{11} が最大であれば長期的には A_1 が集団に固定する。

- $h < 0$: ヘテロ接合体が両方のホモ接合体よりも高い適応度を示す。超優勢（over-dominance）。ヘテロ接合体が安定的に高頻度を維持する。これは遺伝的多様性が保たれる進化的メカニズムの1つとして重要である。

- $h > 1$: ヘテロ接合体が両方のホモ接合体よりも低い適応度を示す。負の超優勢（un-derdominance）。双安定。

上記の遺伝子型-適応度の関係性を用いて、Δp を計算すると、下記の式に辿り着く。

$$\Delta p = \frac{pqs\,(ph + q(1-h))}{\overline{W}}$$

ただし、平均適応度は

$$\overline{W} = 1 - 2pqhs - q^2 s$$

である。さらに、$q \approx 0$ の場合、

$$\Delta p \approx qhs$$

と近似できる。

ここで A_1 が突然変異によって A_2 に置き換わる率を u とおく。突然変異によって p が減少する量 $\Delta_u p$ は $\Delta_u p = -u$ であるから、平衡状態における A_1 の頻度は以下の式でバランスする。

$$0 = \Delta p + \Delta_u p \approx -u + qhs$$

A_2 の平衡状態における頻度は、

$$\hat{q} \approx \frac{u}{hs}$$